

Invasión biológica de *Pinus ponderosa* y *Pinus contorta*: estudio de caso de una plantación en la Patagonia noroccidental

A. Dezzotti*, R. Sbrancia, A. Mortoro y C. Monte

¹ Universidad Nacional del Comahue. Sede San Martín de los Andes.
Pasaje de la Paz 235. Q8370AQA San Martín de los Andes. Argentina.

Resumen

La invasión biológica de *Pinus* puede provocar cambios significativos y permanentes en los ecosistemas naturales y constituye una amenaza ambiental de la actividad forestal basada en este género. El comportamiento invasor de *Pinus ponderosa* (*P*) y *Pinus contorta* (*C*), en los alrededores de la plantación de 20 años en Alicura (40° 40' S y 71° 00' O), se evaluó a través del análisis de la abundancia, la edad, el patrón espacial y la dispersión de los brinzales naturales. Los brinzales presentaron una densidad de 6,9 ind / ha (41 % de *P* y 59 % de *C*), el 97 % se ubicaron dentro de los límites del campo, el patrón espacial consistió en pequeños agrupamientos no aleatorios y la dispersión fue de 9,5 (*P*) y 5,4 m / año (*C*). Estas especies son invasoras teniendo en cuenta criterios técnicos basados en el comportamiento ecológico. Sin embargo, el nicho de regeneración está limitando fuertemente el establecimiento y la dispersión natural de los brinzales, probablemente debido a la alta cobertura de vegetación, la presencia de suelos vérticos y la ausencia de hongos ectomicorrícicos. Estos resultados podrán contribuir a predecir la capacidad invasora de *P. contorta* y *P. ponderosa*, para maximizar el balance positivo de los proyectos forestales basados en estas especies en la Patagonia noroccidental.

Palabras clave: actividad forestal, regeneración natural, estructura poblacional, dispersión.

Abstract

Biological invasion of *Pinus ponderosa* and *Pinus contorta*: case study of a forest plantation in Northwestern Patagonia

In the Southern Hemisphere, *Pinus* species from plantations can bring about processes of biological invasion that cause significant and permanent changes on the structure and functioning of surrounding natural ecosystems. The invasive character of *Pinus ponderosa* (*P*) and *Pinus contorta* (*C*) was examined for a 20-year old plantation located in the Alicura Forest Station (40° 40' S and 71° 00' W), through the analysis of abundance, age and spatial structures, and dispersal of natural regeneration. Seedlings and saplings were located largely within the plantation boundaries, and exhibited a density of 6.9 ind / ha (41 % for *P* and 59 % for *C*), a clustered spatial pattern with clumps dispersed not randomly, and a mean dispersal rate of 9.5 m / yr for *P. ponderosa* and 5.4 m / yr for *P. contorta*. Both species were invading the adjacent area, according to technical criteria based on ecological responses. However, regeneration niche is strongly hindering tree establishment and dispersal, probably due to high plant cover, presence of vertic soils, and absence of ectomycorrhizal fungi. These results can contribute to predict the capability of *P. contorta* and *P. ponderosa* to become invasive, in order to maximize the positive balance of forestry based on these species in northwestern Patagonia.

Key words: forestry, natural regeneration, population structure, dispersal.

* Corresponding author: dezzotti@infovia.com.ar
Received: 29-09-08. Accepted: 09-06-09.

Introducción

El desajuste entre la demanda de bienes y servicios que proveen los sistemas forestales y su continua destrucción y degradación, justifica en parte la necesidad de desarrollar plantaciones forestales (Bass y Hearne, 1997). A nivel mundial, las plantaciones de *Pinus* se han expandido enormemente hasta convertirse, en comparación con las de otros árboles, en las más significativas por su extensión y beneficios económicos (Mitchell y Kirby, 1989, Mcevoy, 2004, FAO, 2007). Sin embargo, la invasión del pino hacia los ambientes naturales y seminaturales y sin la asistencia directa del hombre, constituye una seria amenaza ambiental a escala local, regional y global de esta actividad forestal (Zimmermann, 1992, Holm et al., 1997, Richardson y Higgins, 1998, Cronk y Fuller, 2001). Este proceso se incrementó marcadamente desde mediados del siglo pasado y se relaciona con cambios significativos y potencialmente permanentes en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas circundantes (Holm et al., 1997, Mack et al., 2000, Cronk y Fuller, 2001). La velocidad de migración de especies invasoras es hasta cuatro órdenes de magnitud mayor cuando está mediada por el hombre (Koike, 2006). El control de las plantas invasoras demanda la integración de múltiples estrategias (selección de especies apropiadas, manipulación ambiental, control directo de la invasión, silvicultura adecuada) y sólo ocurre cuando existen barreras contra la dispersión, constituye un riesgo para la salud humana, está en un estadio temprano y en un área pequeña o se produce en ambientes intensivamente manejados (Koike, 2006, Ziller et al., 2007).

De las 111 especies de *Pinus* (Price et al., 1998), 18 son consideradas las invasoras más importantes del Hemisferio Sur (Richardson et. al., 1994, Richardson y Higgins, 1998). Estas plantas pueden volverse dominantes en la comunidad debido a la alta y precoz producción de semillas, el rápido establecimiento en sitios expuestos y de baja a moderada productividad, el veloz crecimiento, la dispersión a gran distancia y la autofertilización (Bazzaz, 1986, Richardson y Rundel, 1998). En general, los pinos son intolerantes a la sombra, se regeneran en forma discontinua y conforman estructuras coetáneas luego de disturbios a escala de paisaje (Richardson y Rundel, 1998). Las especies de pino muy invasoras no siempre comparten atributos demográficos (resiliencia al fuego, pequeño tamaño de la semilla, alta frecuencia de producción abundante de semillas, corta extensión del periodo juvenil, serotinia, alta variabilidad

genética), lo que obstaculiza la selección de taxa no invasivos (Richardson y Higgins, 1998). *Pinus ponderosa* (Douglas ex P. & C. Lawson) y *Pinus contorta* (Douglas ex Loudon) provienen de las montañas templadas del oeste de Norteamérica, son ecológicamente muy plásticas y se comportan como invasoras en Argentina, Australia, Chile, Nueva Zelanda y Sudáfrica (Price et al., 1998, Richardson y Higgins, 1998, Cronk y Fuller, 2001, Sarasola et al., 2006).

En el noroeste de la Patagonia de la Argentina, existen alrededor de 70.000 ha forestadas principalmente con *P. ponderosa* y *P. contorta* (SAGPyA, 2001). Estas especies presentan un conjunto de atributos comunes, aunque también presentan divergencias asociadas a la altura máxima de los árboles adultos, la longevidad, el espesor de la corteza y el tamaño y peso de las semillas (mayores en *P. ponderosa*) y la precocidad y la frecuencia de abundante producción de propágulas (*masting year*) (mayores en *P. contorta*) (Keeley y Zedler, 1998). El objetivo del presente trabajo fue determinar el posible comportamiento invasor de *P. ponderosa* y *P. contorta*, teniendo en cuenta que para los fines de la conservación ecológica, las plantas introducidas deben ser consideradas invasoras potenciales y consecuentemente monitoreadas. En particular se analizó, a partir de información cuantitativa exhaustiva, la estructura (abundancia, patrón espacial y asociación entre estadios) y dinámica de los brinzales (crecimiento y dispersión) de estas dos especies en los alrededores del campo forestal Alicura. El experimento natural que implica el cultivo de pinos y la eventual expansión a áreas naturales provee la oportunidad para comprender la invasión biológica, un proceso que influye en la conservación de la biodiversidad en general y el desarrollo de la actividad forestal en particular (Zimmermann, 1992, Richardson y Higgins, 1998).

Materiales y métodos

El campo forestal Alicura está a los 40° 40' S y 71° 00' O, a 650 m s.n.m., ocupa 441 ha y mide aproximadamente 10 km de largo y 0,7 km de ancho medio (Figura 1). La temperatura media anual y la precipitación total anual son 10,4 °C y 483 mm, respectivamente. El clima tiende a ser mediterráneo con una estacionalidad marcada, presenta un periodo cálido y seco entre octubre y marzo (temperatura y precipitación de enero 18,2 °C y 9,6 mm, respectivamente) y uno frío y húmedo entre marzo y setiembre (temperatura y precipitación de julio

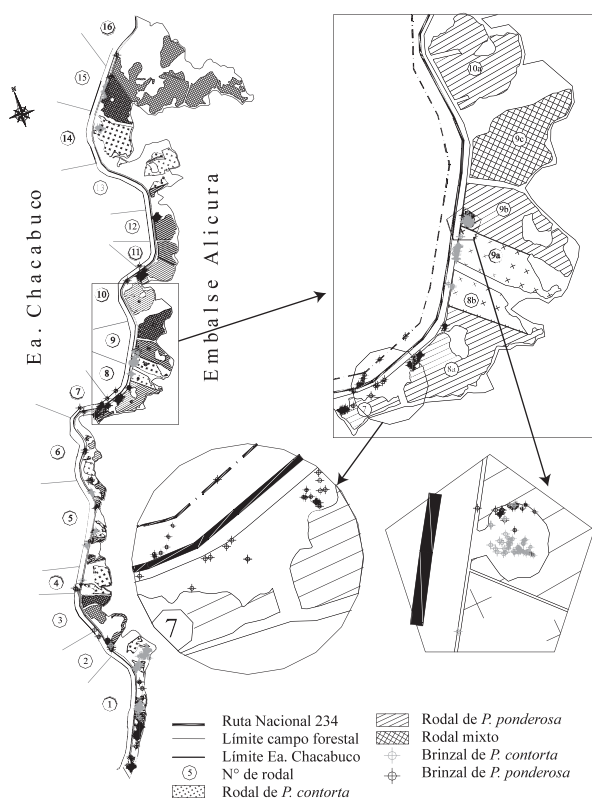


Figura 1. Plano general y detalles del campo forestal Alicura.

3,3 °C y 95,8 mm, respectivamente) (Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas, com. pers.). Los vientos son persistentes, tienen una velocidad media de entre 15 y 22 km /hora y la dirección es notablemente constante, con un componente oeste y noroeste presente entre el 65 y 75 % de las veces (Aceituno et al., 1993, Paruelo et al., 1998). La geomorfología corresponde a cumbres y faldeos abruptos de altas serranías y la geología de base pertenece a la Formación Ventana (Ferrer et al., 1990). Los suelos derivan de ceniza volcánica, son franco-arcillo arenosos, tienen un pH levemente ácido a neutro, un leve déficit hídrico estival y una moderada profundidad. Estos suelos poseen una mayor profundidad efectiva en los sectores en donde se acumuló un manto más espeso de cenizas sobre basaltos y tufitas (Vitrixerandes Húmicos), mientras que donde el manto de cenizas es más delgado y desarrollado sobre depósitos aluviales, la profundidad efectiva es escasa debido a la presencia dominante de arcillas expandibles (Argixerolles Vérticos) (Frugoni et al., 2006).

Fitogeográficamente, el área pertenece al Distrito del Bosque Caducifolio de la Provincia Subantártica,

aunque también existe flora de la estepa arbustiva del Distrito Occidental de la Provincia Patagónica (*sensu* Cabrera, 1971). En el área se identificaron 60 especies de plantas vasculares, de las cuales 48 fueron nativas y de éstas, el 41,7 % fueron fanerófitas, el 22,9 % caméfitas y el 14,6 % hemcriptófitas. Este espectro biológico indica la pertenencia fisonómica del sitio a los bosques subantárticos (Gómez y Gallopín, 1982). Sobre los suelos zonales se desarrolla el bosque disetáneo abierto y post-fuego de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin & Boutelje (ciprés de la cordillera, Cupresáceae), acompañado por *Maytenus boaria* Molina (maítén, Celastrácea), *Schinus patagonica* (Phil.) I.M. Johnston (laura, Anacardiácea) y *Lomatia hirsuta* (Lamarck) Diels. (radal, Proteácea) y rodeado por arbustos, sufrutices, pastos y herbáceas cespitosas. *Austrocedrus chilensis* presenta individuos de todas las clases de tamaño circundando la plantación, mientras que árboles juveniles crecen en el sotobosque de los rodales. En los alrededores de la plantación, la cobertura aérea de plantas es continua y alta (más del 80 %), pero en algunos sectores es menor probablemente debido a variaciones del tipo de suelo (suelos más arenosos o más arcillosos).

El Campo Forestal Alicura se encuentra a orillas del Embalse Alicura, originado por la represa construida en el río Limay en 1985 para la producción de energía hidroeléctrica. En el área no existen evidencias de incendios forestales de mediana escala al menos durante los últimos 50 años y el pastoreo de animales domésticos, tanto en los rodales como en los alrededores, estuvo completamente excluido al menos desde el origen de la plantación. Algunos pinos adultos están atacados por la avispa barrenadora (*Sirex noctilio*) y el gorgojo de la corteza (*Pissodes castaneus*), y las acículas de brinzales y adultos están ramoneados por la hormiga forrajera *Acromyrmex lobicornis* (Fontana et al., 2006, Pérez, 2008). El campo forestal, los rodales y caminos y cortafuegos se localizaron recorriendo sus respectivos límites con un posicionador geográfico satelital. Posteriormente, se elaboró un plano utilizando el sistema de coordenadas Gauss Krugger. Para determinar la estructura de los rodales, se instalaron en forma sistemática 36 parcelas cuadradas de muestreo de 25 m de lado, que correspondió a un error de muestreo menor a 10 % del área basal. A los árboles adultos localizados en las parcelas (diámetro a la altura del pecho, DAP > 10 cm) se les determinó la especie y se les midió el DAP, la altura total (con hipsómetro láser) y la edad. El crecimiento volumétrico se estimó a través del método de proyec-

ción de tabla de rodal, a partir del análisis de tarugos de los tres últimos años (Husch et al., 2003). El área de estudio comprendió 557,4 ha que correspondieron a 79 % del campo forestal y 21 % del sector exterior localizado entre éste y el límite con la Estancia Chacabuco (Tabla 1, Figura 1).

Se realizó un censo de los brinzales (todas las plantas de origen natural independientemente del tamaño) de *P. ponderosa* y *P. contorta* establecidos en el área de estudio, que correspondió a los sectores no plantados del campo forestal y fuera de éste y hasta el límite con la Estancia Chacabuco (162,3 ha, 29,1 % del área de estudio) (Figura 1). Se excluyó deliberadamente del conteo a los brinzales presentes en los rodales y sectores replantados del campo forestal, y no se relevaron cortafuegos y caminos internos debido a la ausencia de regeneración. A cada brinzal (*P. ponderosa* n = 656 y *P. contorta* n = 456) se le determinó la especie, la altura total (con cinta métrica), la localización (con un posicionador geográfico satelital) y el estado de conservación (plantas sanas o ramoneadas). La edad de los brinzales de *P. ponderosa* se estableció a través del conteo de los entrenudos. Para estimar la edad de los brinzales de *P. contorta*, se eligieron al azar 10 individuos de cada clase de altura (clase 1: 0 - 30 cm, 2: 31 - 60, 3: 61 - 100, 4: 101 - 200, 5: > 200 cm), a los cuales se les midió la altura total y se obtuvo un disco proveniente de la base del tallo. En el gabinete, esta porción fue lijada, se contaron los anillos de crecimiento y se elaboró un modelo de

regresión simple potencial entre la edad y la altura total (n = 50, ANOVA P ≤ 0,05). Con esta información se estimó la edad media de inicio del reclutamiento efectivo (EIRE), calculada como la edad media del rodal menos la edad media de los brinzales.

La asociación espacial entre los brinzales y adultos de cada especie se probó a través de la construcción de una tabla de contingencia 2 x 2 (dos estadios y dos especies). La ocurrencia espacial más frecuente que la esperada por el azar de los estadios de una especie provee información sobre la distancia y velocidad de dispersión (Richardson et al., 2000). Los valores de asociación observados se compararon con los esperados bajo una distribución independiente, a través de una prueba de Chi-cuadrado (X^2) de acuerdo a:

$$X^2 = N (ad - bc)^2 / [(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)] \quad (1)$$

donde:

a = cantidad de brinzales de *P. ponderosa* cuyo rodal más cercano era de *P. ponderosa*

b = cantidad de brinzales de *P. ponderosa* cuyo rodal más cercano era de *P. contorta*

c = cantidad de brinzales de *P. contorta* cuyo rodal más cercano era de *P. ponderosa*

d = cantidad de brinzales de *P. contorta* cuyo rodal más cercano era de *P. contorta*

N = cantidad total de brinzales

Si $X^2_{\text{calculado}} \leq X^2_{\text{tabla}}(1; 0,05)$, no existe asociación entre estadios y si $X^2_{\text{calculado}} > X^2_{\text{tabla}}(1; 0,05)$, existe asociación entre estadios. Si existe asociación positiva, entonces $a + d \gg c + b$, y si existe asociación negativa, entonces $b + c \gg a + d$. Se excluyó del análisis a los brinzales cuyo rodal más cercano estaba conformado por ambas especies (n = 167 para *P. ponderosa* y n = 60 para *P. contorta*). Richardson et al. (2000) definen a las especies invasoras como aquellas plantas exóticas con reproducción sexual que producen descendencia reproductiva a una distancia mayor a 100 m en menos de 50 años. Para determinar si *P. ponderosa* y *P. contorta* se ajustaban a esta definición se determinó la distancia recta más corta de los brinzales al borde del rodal. Luego, se utilizaron las siguientes ecuaciones:

$$d_2 = (d_1 / E) E_{\text{pr}} \quad (2)$$

$$d_3 = (d_1 / E) E_{\text{ref}} \quad (3)$$

donde:

Tabla 1. Características de los sectores del campo forestal Alicura y alrededores

Sector	Superficie		Conteo de brinzales
	ha	%	
Campo Alicura			
Rodales	241	44	no
Cortafuegos y caminos	119	21	no
Áreas no plantadas	58	10	sí
Pisciculturas	23	4	no
Subtotal	441	79	
Área exterior			
Límite Alicura - Estancia Chacabuco	105	19	sí
Ruta Nacional 234	12	2	no
Subtotal	117	21	
Total	558	100	

d_1 : distancia media de los brinzales al límite del rodal

d_2 : distancia media recorrida por los brinzales hasta la E_{pr}

d_3 : distancia media recorrida por los brinzales a la E_{ref}

E : edad media de los brinzales

E_{pr} : edad media de la primera reproducción de la especie

E_{ref} : edad de referencia (50 años)

Si $E_{pr} > 50$ años, la especie no es invasora, si $E_{pr} \leq 50$ años y $d_3 \leq 100$ m, la especie no es invasora y si $E_{pr} \leq 50$ años y $d_3 > 100$ m, la especie es invasora.

Luego se cálculo del Índice de Morisita (Morisita, 1959), que permitió establecer el tipo (agrupado, regular o contagioso) y la intensidad (el tamaño de las agregaciones en el caso agrupado) del patrón espacial de los brinzales. El área de estudio se dividió en subparcelas cuadradas de diferente superficie y para cada uno de los tamaños se calculó el índice de acuerdo a:

$$I_\delta = q (\sum n_i (n_i - 1)) / N (N - 1) \quad (4)$$

donde:

I_δ = Índice de Morisita

q = número de subparcelas que contiene el área de estudio

n_i = número de individuos en la i -ésima subparcela

N = número total de individuos ($= \sum n_i$)

El índice I_δ es igual a 1 cuando los individuos se dispersan aleatoriamente, es mayor a 1 cuando el patrón espacial es agrupado y menor a 1 cuando es regular. Debido a que I_δ en función del tamaño de la subparcela provee información sobre el tamaño del agrupamiento (Morisita, 1959), el mapa del área de estudio se dividió en subparcelas cuadradas de tamaño creciente (5 x 5, 10 x 10, 25 x 25, 50 x 50, 100 x 100, 250 x 250 y 500 x 500 m). Luego se utilizó una prueba de Chi-cuadrado (X^2) para determinar si el I_δ calculado para cada tamaño de subparcela fue estadísticamente diferente de 1, de acuerdo a:

$$X^2_{\text{calculado}} = I_\delta (N - 1) + q - N \quad (5)$$

Si $X^2_{\text{calculado}} > X^2_{(q-1; 0,05)}$ el patrón es diferente al aleatorio y si $X^2_{\text{calculado}} \leq X^2_{(q-1; 0,05)}$ el patrón es aleatorio.

Resultados

El campo forestal presentó 241 ha plantadas (85,5 ha con *P. ponderosa*, 63,9 ha con *P. contorta* y 91,5 ha mixtas) con una edad de los árboles de entre 14 y 21 años. El crecimiento volumétrico corriente fue entre 5 y 10 m³ ha⁻¹ año⁻¹ y el periódico anual en diámetro fue 1,8 cm año⁻¹ (Tabla 2). La densidad de los brinzales fue 6,9 ind / ha (41 % de *P. ponderosa* y 59 % de *P. contorta*), y el 97 % de estas plantas se localizaron dentro de los límites del campo forestal (Tabla 3, Figura 1). La edad media y máxima de los brinzales de *P. contorta* fue 4,9 y 12 años, respectivamente ($n = 656$), mientras que los de *P. ponderosa* fue 3,7 y 9 años, respectivamente ($n = 456$). Estos valores difirieron significativamente entre sí (Prueba de Kruskal - Wallis, $P \leq 0,05$) (Tabla 4). La altura media de los brinzales de *P. contorta* fue 40,8 cm y los de *P. ponderosa* 50,8 cm; estos valores difirieron significativamente entre sí (Prueba de Kruskal - Wallis, $P \leq 0,05$). El crecimiento en altura de *P. contorta* fue 6,0 cm / año mientras que el de *P. ponderosa* fue 12,2 cm / año; estos valores difirieron significativamente entre sí (Prueba de Kruskal - Wallis, $P \leq 0,05$) (Tabla 4). Solamente 9 brinzales de *P. ponderosa* y 3 de *P. contorta* estuvieron ramoneados por hormiga y no se observó ataque de ningún otro herbívoro.

Pinus contorta se estableció primero en el área a juzgar por la distribución de las frecuencias de edad y la edad máxima de los brinzales (Figura 3, Tabla 4). El establecimiento de *P. contorta* fue más importante teniendo en cuenta que el 23 % de las plantas pertenecieron a la clase de menos de un año ($n = 151$), mientras que en *P. ponderosa* sólo el 9,6 % pertenecieron a esta clase ($n = 44$) (Figura 2). El 60,8 % de los brinzales de *P. ponderosa* pertenecieron a la clase de entre 30,1 y 100 cm de altura, mientras que el 73,2 % de los de *P. contorta* se ubicaron en la clase de entre 0 y 60 cm (Figura 3). La distribución de frecuencias de crecimiento en altura de *P. ponderosa* se aproximó a una curva normal, encontrándose el 81,8 % de los brinzales en la clase de entre 7,1 y 21 cm / año, mientras que en *P. contorta* se aproximó a una "J" invertida, con el 84,8 % de las plantas en las clases de menor crecimiento de entre 0 y 14 cm / año (Figura 4).

El índice de Morisita varió entre 282,3 (tamaño de subparcela 5 x 5 m) y 4,9 (500 x 500 m) y en todos los casos estos valores difirieron significativamente de 1 ($P \leq 0,05$). Esto indica un patrón espacial agrupado, con los agrupamientos de pequeño tamaño localizados en determinados sectores del campo y distribuidos en forma no

Tabla 2. Características de los rodales del campo forestal Alicura. TF: tipo forestal, D: densidad, A: altura, AB: área basal, V: volumen, CV: crecimiento volumétrico, *P*: *P. ponderosa* y *C*: *P. contorta*.

	Rodal	TF	Área (ha)	Edad (años)	D (ind/ha)	A (m)	AB (m ² /ha)	V (m ³ /ha)	CV (m ³ /ha/año)
1	a b c d e i f g h j k	<i>P</i> <i>C</i>	7,9	21	1.120	4,0	28,5	54,4	2,7
3	a b	<i>P</i>	9,6	21	1.111	9,6	24,6	85,7	4,8
4	a b	<i>C</i>	9,1	21	1.457	9,1	29,6	113,7	5,4
5	a b f g i c d e h j	<i>P</i> <i>C</i>	8,5	21	907	3,3	20,4	61,4	3,0
6	a b c d e	<i>C</i> <i>P</i>	4,7	21	949	2,5	31,1	60,1	2,9
7		<i>P</i>	2,2	18	855	15,1	20,2	75,1	4,2
8	a b	<i>P</i> <i>C</i>	17,0	18	855	15,1	20,2	75,1	4,2
9	a b c	<i>C</i> <i>P</i> <i>M</i>	29,7	18	698	11,5	17,9	70,8	3,9
10	a b	<i>P</i>	12,7	18	524	6,4	11,8	38,6	2,1
11	a b	<i>P</i>	15,3	18	875	25,4	25,0	87,9	4,6
12		<i>P</i>	8,9	18	875	25,4	25,0	87,9	4,6
13	a b c d e	<i>P</i> <i>C</i>	14,3	18	937	12,4	12,0	39,6	2,2
14		<i>C</i>	18,9	16	700	36,6	9,2	27,2	1,5
15		<i>C</i>	17,7	16	700	36,6	9,2	27,2	1,5
16	a b c d e f g h	<i>M</i>	61,4	15	421	52,6	7,9	23,7	1,5

aleatoria (Figura 5). La distancia media entre el borde de los rodales y los brinzales fue para *P. ponderosa* 28,4 m y para *P. contorta* 17,1 m; estos valores difirieron significativamente entre sí (Prueba de Kruskal-Wallis, $P \leq 0,05$). La distancia máxima recorrida por un brinzal de *P. ponderosa* fue 234 m mientras que la de *P. contorta* fue 110 m. La distribución de la frecuencia de distancia se aproximó a una “J” invertida en ambas especies (Figura 6). El 77,9 % y 63,2 % el de los brinzales de *P. contorta* y *P. ponderosa*, respectivamente, se localizaron hasta una distancia de 40 m de de los rodales.

La velocidad de dispersión, estimada como el cociente entre la edad y la distancia media, fue para *P. ponderosa* (9,5 m / año) casi el doble que para *P. contorta* (5,4 m / año) y los valores difirieron significativamente entre sí (Prueba de Kruskal - Wallis, $P \leq 0,05$) (Tabla 5). La distribución de frecuencias de la velocidad de dispersión se aproximó a una “J” invertida en ambas especies. El 86 % de los brinzales de *P. contorta* y el 65,4 % de los de *P. ponderosa* se dispersaron a una velocidad media de hasta 20 m / año (Figura 7). La asociación espacial entre los brinzales y adultos de cada una de las

Tabla 3. Abundancia de brinzales de pino en el campo forestal Alicura.

Especie	Cantidad %	Densidad (ind/ha)	%
<i>P. ponderosa</i>	456	2,8	41
<i>P. contorta</i>	656	4,0	59
Total	1.112	6,9	100

especies fue significativamente positiva ($X^2_{\text{calc}} = 436,94$ y el $X^2_{\text{tabla}} = 3,84$, Prueba de X^2 , $P \leq 0,05$, $n = 885$), lo que indicó que cuando el rodal perteneció a una especie, el brinzal que se encontró en las cercanías perteneció a la misma especie (Tabla 6). *Pinus contorta* y *P. ponderosa* exhibieron un comportamiento invasor de acuerdo al criterio de Richardson et al. (2000). Ambas especies tendrían una edad media de la primera reproducción (E_{pr}), obtenida a través de datos de la literatura (Sarasola et al., 2006) y de la propia experiencia de campo, sustancialmente menor a 50 años y recorrerían a esta edad de referencia (E_{ref}) una distancia mayor a los 100 m (Tabla 5).

Discusión

Los pinos están adecuadamente equipados para el rápido aumento poblacional a partir de la abundante producción de semillas y la autofertilización. Sin embargo, estos procesos predisposición controlan la distribución sólo en ambientes extremos con fuertes limitaciones a la productividad, habitualmente poco favorables para árboles más vigorosos y de rápido crecimiento (Bazzaz, 1986, Richardson y Higgins, 1998). En estos sitios, su establecimiento y desarrollo se explica por la existencia de condiciones propicias temporales

(Kullman, 1990). En los ambientes más favorables, los factores físicos *per se* juegan un papel menos importante y la colonización está controlada por procesos posdispersión (Richardson y Bond, 1991). En general, estos sitios muestran una resistencia a la invasión que se debilita cuando se modifican factores clave asociados a la cobertura de la vegetación (e.g., por disturbios asociados al pastoreo y fuego) (Richardson y Bond, 1991, Lonsdale, 1999) o a la interacción competitiva entre los brinzales y la biota del suelo (e.g., por intervención de hongos patógenos o micorrízicos) (Matthews y Clay, 2001, Barroetaveña y Rajchenberg, 2003, Callaway et al., 2003). *Pinus contorta* y *P. ponderosa* actúan como especies invasoras de praderas y pastizales, en respuesta a disturbios naturales y antropogénicos (supresión de fuego, pastoreo intensivo, ataque de insectos, daño por el viento, actividad volcánica) (Richardson y Bond, 1991, Richardson et al., 1994, Cronk y Fuller, 2001, Simberloff et al., 2002). En el análisis de las plantaciones del norte de la Patagonia noroccidental, Sarasola et al. (2006) encontraron que *P. contorta* invadió en forma incipiente sitios con una significativa menor cobertura de plantas y un moderado pastoreo.

Aunque en el área del presente estudio *P. contorta* y *P. ponderosa* mostraron un carácter invasor de acuerdo al criterio de Richardson et al. (2000) ($V \geq 2$ m / año y $E_{\text{pr}} < 50$ años), los brinzales presentaron una densidad extremadamente baja (6,9 ind/ha), un patrón espacial fuertemente intenso y una distancia de dispersión reducida (97 % de plantas dentro de los límites del campo). Estos datos serían concluyentes acerca de la limitación al reclutamiento impuesta por los factores predisposición (e.g., asociados a la semilla) o posdispersión (e.g., asociados al nicho de regeneración, *sensu* Grubb, 1977). En Alicura, la cantidad y calidad de semillas no serían limitantes para ninguna de las dos especies. *Pinus contorta* comienza a producir semillas en forma abundante a la

Tabla 4. Características estructurales de los brinzales de *P. ponderosa* (P , $n = 456$) y *P. contorta* (C , $n = 656$) en el campo forestal Alicura. Se indica la media (X), la desviación estándar (DE) el error estándar (EE) y los valores mínimo (Mín) y máximo (Máx). Existen diferencias significativas entre especies dentro de cada variable (prueba de Kruskal - Wallis, $P \leq 0,05$).

Variable	Edad (años)		Altura (cm)		Crecimiento altura (cm/año)	
Especie	<i>C</i>	<i>P</i>	<i>C</i>	<i>P</i>	<i>C</i>	<i>P</i>
X	4,9	3,7	40,8	50,8	6,0	12,2
DE	2,7	1,8	58,3	46	5,1	5,9
EE	0,10	0,08	2,28	2,15	0,20	0,28
Mín	1	1	3	3	1,2	2,8
Máx	12	9	402	332	32,5	39,3

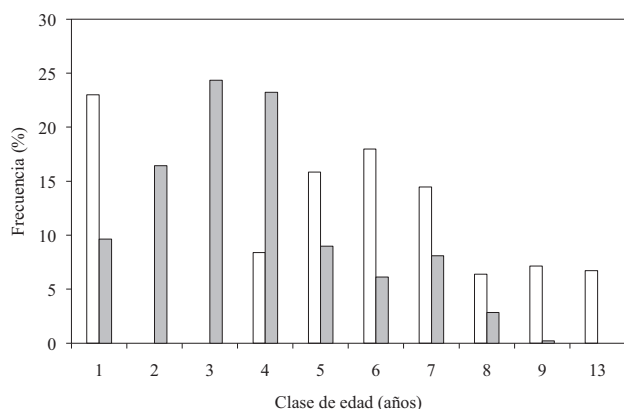


Figura 2. Distribución de las frecuencias de edad de *P. ponderosa* (gris) y *P. contorta* (blanco) en el área del campo forestal Alicura. Clase 1: 0 - 1 año, 2: 1,1 - 2, ..., 13: > 9,1 años.

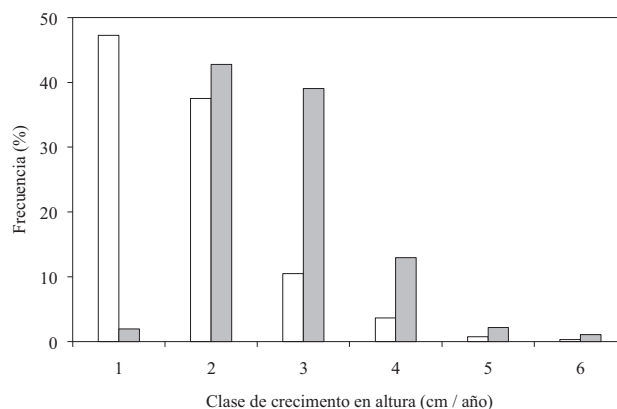


Figura 4. Distribución de las frecuencias del crecimiento en altura de *P. ponderosa* (gris) y *P. contorta* (blanco) en el área del campo forestal Alicura. Clase 1: 0 - 7, 2: 7,1 - 14, ..., 6: 35,1 - 42 cm / año.

edad de entre 10 y 20 años y con una periodicidad anual o bianual (Daniel et al., 1982). Aunque en las áreas naturales *P. ponderosa* comienza este proceso a la edad de entre 40 y 60 años y con una periodicidad que varía entre 3 y 10 años (Daniel et al., 1982), las observaciones propias y la de numerosos técnicos indican que en las plantaciones de la Patagonia, inicia la producción de semillas viables a alrededor de los 12 años y a los 16 años lo hace abundantemente. Esta mayor precocidad puede inferirse de los valores de EIRE (17,8 años en Sarasola et al., 2006) y 15,4 años (este trabajo).

En Alicura, la escasa dispersión de *P. ponderosa* y *P. contorta* sería consecuencia de su anemocoria (Lanner, 1998), y de que el viento se dirige principalmente de Oeste a Este y las semillas deben migrar en el sentido

opuesto. En estas especies, la distribución de las semillas depende de su tamaño y de la dirección, intensidad y frecuencia del viento (Ledgard, 2001, Sarasola et al., 2006). El escaso reclutamiento se debería a la ausencia de fuego y pastoreo y la consecuente alta cobertura de vegetación. Esto además permitiría la expansión local de *A. chilensis*, a partir de las semillas provenientes de fuentes muy próximas y dispersadas por el viento hacia el Este, y que competiría con los pinos por los sitios seguros. El avance de *A. chilensis*, debido a cambios del régimen de fuego y pastoreo en el ecotono entre el bosque y la estepa, fue documentado localmente (Schmaltz, 1992) y en toda su área de distribución (Veblen y Lorenz, 1988). Existirían además dos factores del suelo que jugarían un papel importante para el reclutamiento durante la época

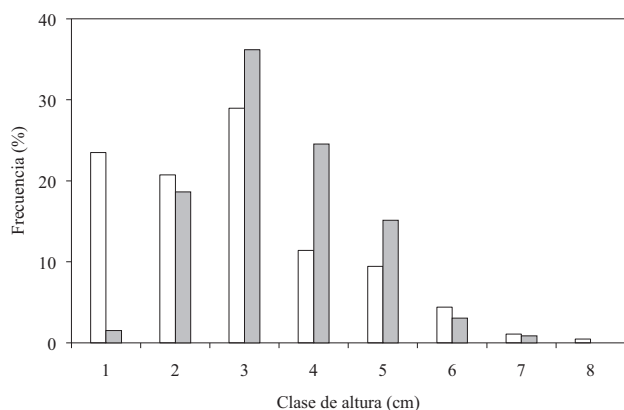


Figura 3. Distribución de las frecuencias de altura de *P. ponderosa* (gris) y *P. contorta* (blanco) en el área del campo forestal Alicura. Clase 1: 0 - 5 cm, 2: 5,1 - 30, 3: 30,1 - 60, 4: 60,1 - 100, 5: 100,1 - 200, 6: 200 - 300, 7: 300,1 - 400 y 8: > 400 cm.

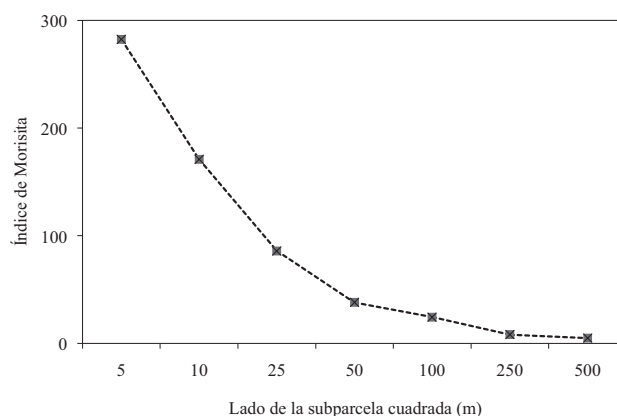


Figura 5. Índice de Morisita en función del tamaño de las subparcelas para *P. ponderosa* y *P. contorta*. Todos los valores son significativamente diferentes de 1 (Prueba de χ^2 , $P \leq 0,05$).

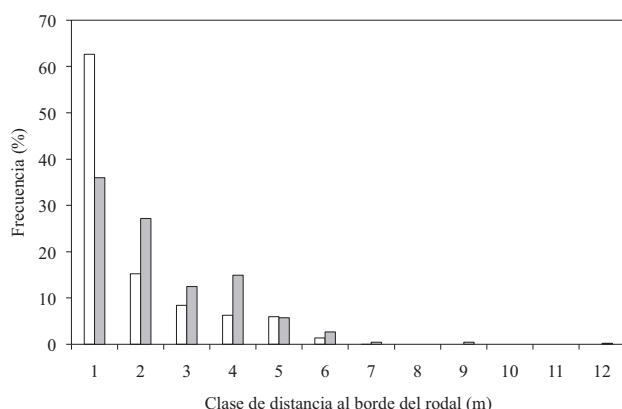


Figura 6. Distribución de las frecuencias de la distancia al borde del rodal de *P. ponderosa* (gris) y *P. contorta* (blanco) en el área del campo forestal Alicura. Clase 1: 0 - 20, 2: 20,1 - 40,..., 12: 220,1 - 240 m.

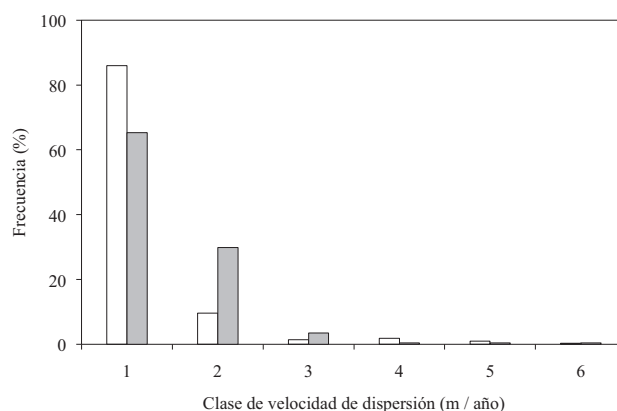


Figura 7. Distribución de las frecuencias de la velocidad de dispersión de *P. ponderosa* (gris) y *P. contorta* (blanco) en el área del campo forestal Alicura. Clase 1: 0 - 20, 2: 20,1 - 40,..., 6: > 100,1 m / año.

del marcado déficit hídrico estival. El primero es la presencia de suelos vérticos, cuyo alto contenido de arcillas expandibles impide la fijación y exploración radicular (Kirkham, 2005, Frugoni et al., 2006). El segundo es la ausencia de hongos ectomicorrícicos asociados a los brinzales, que les confieren una mayor resistencia a la sequía (Reid, 1978, Boyd et al., 1986, Castellano y Molina, 1989, Godoy et al., 1994, Fontenla et al., 1998, Barroetaveña y Rajchenberg, 2003). Durante la fase de vivero, estos simbiosis son introducidos artificialmente a las plantas jóvenes destinadas a plantaciones (Barroetaveña y Rajchenberg, 2003).

La información presentada aquí podrá contribuir a desarrollar modelos predictivos sobre la capacidad de estas especies de transformarse en invasoras, y así maximizar el balance positivo de los proyectos foresta-

les (Grtkoop et al., 2002, NCSSE, 2005, Koike, 2006). Por último, tres aspectos deben ser tenidos en cuenta. Primero, este trabajo corrobora la idea de la inexistencia de especies inherentemente invasoras, un carácter que está relacionado con un contexto ambiental determinado. Segundo, que los árboles tienden a presentar una capacidad de invasión más baja y su control tiende a ser más fácil en comparación con otras formas de vida, teniendo en cuenta que son más conspicuos, usualmente sólo se reproducen sexualmente, se establecen más lentamente y tienen una menor velocidad de crecimiento y dispersión. Y tercero, que es necesario definir a una especie invasora no sólo a partir de la edad de reproducción y la velocidad de dispersión, sino también considerando el tamaño y patrón de dispersión de la población.

Tabla 5. Parámetros utilizados para determinar el carácter invasor de *P. ponderosa* y *P. contorta*. d_1 : distancia media de los brinzales al límite del rodal, d_2 : distancia media recorrida hasta la E_{pr} , d_3 : distancia media recorrida a la E_{ref} (50 años), V : velocidad media de dispersión, E_{pr} : edad media de la primera reproducción de la especie y EIRE: edad media de inicio del reclutamiento efectivo.

Parámetro	<i>P. Ponderosa</i>	<i>P. Contorta</i>
d_1 (m)	28,4	17,1
d_2 (m)	153,5	52,3
d_3 (m)	383,8	174,5
V (m/año)	9,5	5,4
E_{pr} (años)	20	15
EIRE (años)	15,4	14,0
Invasora	Sí	Sí

Tabla 6. Tabla de contingencia 2 x 2. Se indica la cantidad observada (letra normal) y esperada bajo una distribución independiente (itálica) de brinzales de *P. ponderosa* (P) y *P. contorta* (C) que se encuentran en cercanías de un rodal de la misma (a y d) o de diferente especie (b y c).

		<i>Adultos</i>		Total
		<i>P</i>	<i>C</i>	
Brinzales	<i>P</i>	441	48	489
		(a)	(b)	
	<i>C</i>	82	314	396
		(c)	(d)	
		198	198	

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por la Universidad Nacional del Comahue e YPF S.A. Las observaciones de revisores anónimos mejoraron sustancialmente el manuscrito. Agradecemos la colaboración brindada por S. Cortés, G. Patrucchi, E. Kutscher y M. Burdiles (YPF), G. Acciaresi (Universidad Nacional de La Plata), F. Fernández, F. Bosio y G. Vitulich (CORFONE), M. Sarasola (INTA Bariloche) y A. Medina, U. Mele, V. Fontana, L. Chauchard y C. Frugoni (Universidad Nacional del Comahue).

Referencias bibliográficas

- ACEITUNO, P., FUENZALIDA, H., ROSENBLÜTH, B., 1993. Climate along the extratropical west coast of South America. En: Earth system responses to global change: contrasts between North and South America (Mooney H., Fuentes, E., Kronberg B., eds). Academic Press, New York, U.S.A., pp. 61-69.
- BARROETAVEÑA, C., RAJCHENBERG, M., 2003. Las micorrizas y la producción de plántulas de *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws. en la Patagonia, Argentina. Bosque 24, 17-33.
- BASS, S., HEARNE, R., 1997. Private sector forestry: a review of instruments for ensuring sustainability. International Institute for Environment and Development, London, U.K., 62 pp.
- BAZZAZ, F., 1986. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. En: Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. (Mooney H., Drake J., eds). Springer-Verlag, New York, U.S.A., pp. 96-110.
- BOYD, R., FURBANK, R., READ, D., 1986. Ectomycorrhizae and water relation of trees. En: Physiological and genetical aspect of mycorrhizae (Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi, S., eds). Proceedings of the 1° European Symposium on Mycorrhizae. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, France, pp. 689-693.
- CABRERA, A., 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Bol Soc Arg Bot 14, 1-42.
- CALLAWAY, R., MAHALL, B., WICKS, C., PANKEY, J., ZABINSKI, C., 2003. Soil fungi and the effects of an invasive forb on grasses: neighbor identity matters. Ecology 84, 129-135.
- CASTELLANO, M., MOLINA, R., 1989. Mycorrhizae. En: The container tree nursery manual (Landis, T., Tinus, R., Mc Donald, S., Barnett, J., eds). U.S.D.A. Forest Service Agricultural Handbook 674, 101-167.
- CRONK, Q., FULLER, J., 2001. Plant invaders: the threat to natural ecosystems. WWF - UNESCO - Earthscan Publications, London, U.K., 241 pp.
- DANIEL, T., HELMS, J., BACKER, F., 1982. Principios de Silvicultura. McGraw-Hill, México, 492 pp.
- FAO, 2007. Situación de los bosques del mundo. Food and Agriculture Organization, Roma, 143 pp.
- FERRER, J., IRIZARRI, J., MENDÍA, J., 1990. Estudio regional de suelos de la provincia de Neuquén. Consejo Federal de Inversiones, Consejo de Planificación y Acción para el Desarrollo. Neuquén, Argentina, 159 pp.
- FONTANA, V., TIRANTI, S., ZAPIOLA, D., 2006. *Pissodes castaneus* De Geer, "gorgojo de la corteza del pino": un nuevo problema sanitario en las plantaciones de pino de Norpatagonia. Patagonia Forestal 12, 5-7.
- FONTENLA, S., GODOY, R., ROSSO, P., HAVRYLENKO, M., 1998. Root associations in *Austrocedrus* forests and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizas. Mycorrhiza 8, 29-33.
- FRUGONI, M., FALBO, G., ZAPIOLA, D., ROLÓN, A., RAMOS, R., 2006. Estudio de suelos del campo forestal Alicura. Manuscrito, 20 pp.
- GODOY, R., ROMERO, R., CARRILLO, R., 1994. Estatus micotrófico de la flora vascular en bosques de coníferas del sur de Chile. Rev Chil Hist Nat 67, 209-220.
- GÓMEZ, I., GALLOPÍN G., 1982. Estudio ecológico integrado de la cuenca del río Manso Superior (Río Negro, Argentina). III. Las formas biológicas de las especies vasculares. Ecol Arg 7, 117-126.
- GR TOKOPP, E., REJMÁNEK, M., ROST, T., 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies. Am Nat 159, 396-419.
- GRUBB, P., 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol Rev 52, 107-145.
- HOLM, L., DOLL, J., HOLM, E., PANCHO, J., HERBERGER, J., 1997. World weeds: natural histories and distribution. John Wiley and Sons, New York, U.S.A., 1129 pp.
- HUSCH, B., BEERS, T., KERSHAW, J., 2003. Forest mensuration. John Wiley and Sons, New York, U.S.A., 443 pp.
- KEELEY, J., ZEDLER, P., 1998. Evolution of life histories in pines. En: Ecology and biogeography of *Pinus* (Richardson, D., ed). Cambridge University Press. Cambridge, U.K., pp. 219-250.
- KIRKHAM, M., 2005. Principles of soil and plant water relations. Academic Press, New York, U.S.A., 500 pp.
- KOIKE, F., 2006. Assessment and control of biological inva-

- sion risks: introduction. En: Assessment and control of biological invasion risks (Koike, F., Clout, M., Kawamichi, M., de Poorter, M., Iwatsuki, K., eds). Shoukadoh Book Sellers, Kyoto, Japan, pp. 4-12.
- KULLMAN, L., 1990. Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review. *Norsk Geogr Tidsskr* 44, 103-116.
- LANNER, R., 1998. Seed dispersal in *Pinus*. En: Ecology and biogeography of *Pinus* (Richardson, D., ed). Cambridge University Press. Cambridge, U.K., pp. 281-295.
- LEDGARD, N., 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zealand Forest Ecol Manag 141,43-57.
- LONSDALE, W., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522-1536.
- MACK, R., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W., EVANS, H., CLOUT, M., BAZZAZ, F., 2000. Invasiones biológicas: causas, epidemiología, consecuencias globales y control. *Top Ecology* 5, 1-21.
- MATTHEWS, J., y CLAY, K., 2001. Influence of fungal endophyte infection on plant / soil feedback and community interactions. *Ecology* 82, 500-509.
- MCEVOY, T., 2004. Positive impact forestry: a sustainable approach to managing woodlands. Island Press, Washington, U.S.A., 248 pp.
- MITCHELL, P., KIRBY, K., 1989. Ecological effects of forestry practices in long established woodland and their implications for nature conservation. *Occasional Papers* 39, Oxford Forestry Institute, Oxford, U.K., 172 pp.
- MORISITA, M., 1959. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memory Faculty of Science Kyushu University, Serie E*, 2, 215-235.
- NCSSF, 2005. Science, biodiversity, and sustainable forestry: a findings report of the National Commission on Science for Sustainable Forestry. Washington, U.S.A., 56 pp.
- PARUELO, J., BELTRÁN, A., JOBBÁGY, E., SALA, O., GOLLUSCIO, R., 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecol Austral* 8, 85-101.
- PÉREZ, P., 2008. Evaluación preliminar del grado de infestación de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* Emery (Hymenoptera: Formicidae) en las plantaciones forestales de Alicura. Manuscrito, 7 pp.
- PRICE, R., LISTON, A., STRAUSS, S., 1998. Phylogeny and systematics of *Pinus*. En: Ecology and biogeography of *Pinus* (Richardson, D., ed). Cambridge University Press. Cambridge, U.K., pp. 49-68.
- REID, C., 1978. Mycorrhizae and water stress. En: Proceedings IUFRO Symposium on Root Physiology and Symbiosis (Riedacker, A., Gagnaire-Michard, J., eds). Nancy, France, pp. 392-408.
- RICHARDSON, D., BOND, W., 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *Am Nat* 137, 639-668.
- RICHARDSON, D., HIGGINS, S., 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. En: Ecology and biogeography of *Pinus*. (Richardson, D., ed). Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 450-473.
- RICHARDSON, D., RUNDEL, P., 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. En: Ecology and biogeography of *Pinus*. (Richardson, D., ed). Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 3-46.
- RICHARDSON, D., WILLIAMS, P., HOBBS, R., 1994. Pine invasions in the southern hemisphere: determinants of spread and invadability. *J Biogeogr* 21, 511-527.
- RICHARDSON, D., PYSEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M., PANETTA, F., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity & Distributions* 6, 93-107.
- SAGPyA, 2001. Primer inventario de plantaciones forestales en macizo. *SAGPyA Forestal* 20, 2-9.
- SARASOLA, M., RUSCH, V., SCHLICHTER, T., GHERSA, C., 2006. Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de la cordillera en la región Andino Patagónica. *Ecol Austral* 16, 143-156.
- SCHMALTZ, J., 1992. La reconquista de la estepa por el bosque de ciprés. Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico. *Publicación Técnica* 11, 8 pp.
- SIMBERLOFF, D., RELVA, A., NÚÑEZ, M., 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in native *Nothofagus* / *Austrocedrus* forest. *Biol Invasions* 4, 35-53.
- VEBLEN, T., LORENZ, D., 1988. Recent vegetation changes along the forest / steppe ecotone of northern Patagonia. *Ann Assoc Am Geog* 78, 93-111.
- ZILLER, S., ZALBA, S., ZENNI, R., 2007. Modelo para el desarrollo de una estrategia nacional para el manejo de especies exóticas invasoras. Programa de Especies Exóticas Invasoras para Sudamérica. The Nature Conservancy. Programa Global de Especies, 61 pp.
- ZIMMERMANN, R., 1992. Environmental impact of forestry: guidelines for its assessment in developing countries. *Conservation Guide* 7, F.A.O., Roma. 85 pp.